УДК 595·771

ПРЕИМАГИНАЛЬНЫЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ ТРЕХ ВИДОВ ПОДРОДА ВЕСТИПЛЕКС — *VESTIPLEX* BEZZI (DIPTERA, TIPULIDAE) С ВЫСОКОГОРИЙ ТЯНЬ-ШАНЯ

П. П. Второв, Е. Н. Савченко *

(Тянь-Шаньская высокогорная физико-географическая станция, Институт зоологии АН УССР)

К подроду *Vestiplex* Bezzi из рода *Tipula* L. принадлежит более 125 видов комаров-долгоножек, распространенных в Голарктической и Ориентальной зоогеографических областях (Савченко, 1964; Alexander, 1965, 1965a). Преимагинальные фазы развития описаны лишь для 7, или около 6%, из них (Nielsen, 1910; Alexander, 1919; Савченко, 1954; Brindle, 1960; Кривошеина, 1964, 1966). Так, в настоящее время известны личинки *T. (V.) arctica* Curt., *T. (V.) nubeculosa* Mg., *T. (V.) rubripes* Schum., *T. (V.) scripta* Mg., *T. (V.) excisa* Schum., *T. (V.) hemiptera* Mnnhs. и *T. (V.) transbaicalica* Al., а также куколки всех этих видов, кроме двух последних. Все это северо- или западнопалеоарктические, преимущественно европейско-сибирские или европейские виды. Никаких данных о преимагинальных фазах развития восточнопалеоарктических, в частности центрально- и среднеазиатских видов *Vestiplex,* в литературе нет.

Настоящая статья должна частично восполнить этот пробел. В ней даны описание и экологическая характеристика личинок и куколок *Tipula (Vestiplex) leucoprocta* Mik, *T. (V.) kashkarovi* Stack. и *T. (V.) virgatula montivaga* Sav., эндемичных для горных районов восточной части Средней Азии и смежных районов северо-западного Китая. Материал для статьи был собран в 1963—1966 гг. при проведении почвенно-биоценотических исследований в высокогорном поясе Центрального Тянь-Шаня (хребет Терскей Ала-Тоо, бассейн р. Чон-Кызыл-Су) и идентифицирован по взрослым насекомым, выведенным в лабораторных условиях. Хранится он в Институте зоологии АН УССР. Геоботаническая характеристика района наблюдений приведена в статье в основном по работам М. А. Гладовской (1953) и Л. Н. Соболева (1959, 1962).

Tipula (*Vestiplex*) *leucoprocta* Mik

Личинка (взрослая) обычного для комаров-долгоножек типа. Покровы тела с буровато-рыжими микротрихиями, которые на переднегруди, у переднего края средне- и заднегруди, а также на тергите

* П. П. Второвым собран материал и проведены экологические наблюдения, Е. Н. Савченко выполнены описания и схематические рисунки личинок и куколок; литературное оформление статьи — совместное.

анального сегмента имеют вид довольно густых волосков. Макрохеты сравнительно короткие. Анальный сегмент (рис. 1, *1*) с хорошо развитыми циркумстигмальными выростами. Спинные и боковые выросты удлиненно-конические, явственно длиннее своей ширины при основании, первые немного массивнее вторых; вершины спинных выростов загнуты наружу, боковых — внутрь и назад. Задняя поверхность боковых выростов вся перепончатая, без явственных темных склеритов или лишь с едва намеченными следами их в виде коротких и прерывистых медиальных линий; задняя поверхность спинных выростов с крупными лаково-коричневыми или коричневато-бурыми склеритами, которые не достигают вершин и краев выростов, а внизу заходят на стигмальное поле, немного вклиниваясь в просвет между дыхальцами; склериты явственно изогнуты и поперечно гофрированы. Брюшные выросты короткие с тупо заостренными вершинами, которые направлены довольно круто вверх (рис. 1, *2*); дорсальная поверхность брюшных выростов слегка затемнена, на вершине с небольшим бурым, неправильнополулунным склеритом, несущим светлую щетинконосную пору, а при основании — с более крупным светло-коричневым поперечным склеритом, который латерально сужен в тонкий стебелек, а мезально сильно расширен и снабжен тут более темным бурым ядром (рис. 1, *а*).

Стигмальное поле не заходит на циркумстигмальные выросты, в центре оно с поперечным, слегка затемненным неправильноромбическим вдавлением. Дыхальца крупные, округлые, расстояние между ними почти в полтора раза превышает поперечник одного из них.

Подталкиватель поперечный, слабо выпяченный, с довольно крупными, широко закругленными на вершине околоанальными выростами. Темная поперечная линия, которая отделяет подталкиватель от стигмального поля, по бокам анальной площадки образует резкий излом, отделяющий последнюю от околоанальных выростов. Удлиненная анальная площадка отделена от остальной поверхности подталкивателя непрерывной темной линией. Анальное отверстие поперечное, сравнительно короткое. Длина тела фиксированной в спирте личинки до 30—34 *мм*. Личинка III возраста отличается от взрослой лишь меньшими размерами.

Строением анального сегмента, в частности циркумстигмальных выростов, а также характером склеротизации задней поверхности спинной пары последних личинка *T. leucoprocta* больше всего напоминает личинок европейских *T. nubeculosa* и *T. rubripes*, тогда как в имагинальной фазе этот вид, по-видимому, ближе к видам группы *T. excisa* (Савченко, 1964). Наиболее наглядным отличием личинки *T. leucoprocta* от личинок *T. nubeculosa* и *T. rubripes* служит перепончатая, лишенная темных склеритов задняя поверхность боковых выростов стигмального поля.

Так как близкородственные виды долгоножек в личиночной фазе очень мало или практически даже вовсе не отличаются друг от друга, можно предполагать, что описанные выше особенности личинки *T. leucoprocta* специфичны не только для этого вида, но и для близких к нему ангарского *T. subcentralis* Al. и монгольского *T. coronifera* Sav.

Куколка самца коричневато-желтая, сегменты брюшка латерально с многочисленными коричневыми пятнышками, а у заднего края более темные. Среднегрудные дыхательные трубочки несколько короче $1/2$ поперечника грудного отдела, с булавовидно утолщенной, неявственно раздвоенной вершиной. Среднеспинка поперечноморщинистая, с 3 парами явственных, почти зубцевидных бугорков, из которых самая крупная передняя расположена латеральнее остальных. Чехлики кры-

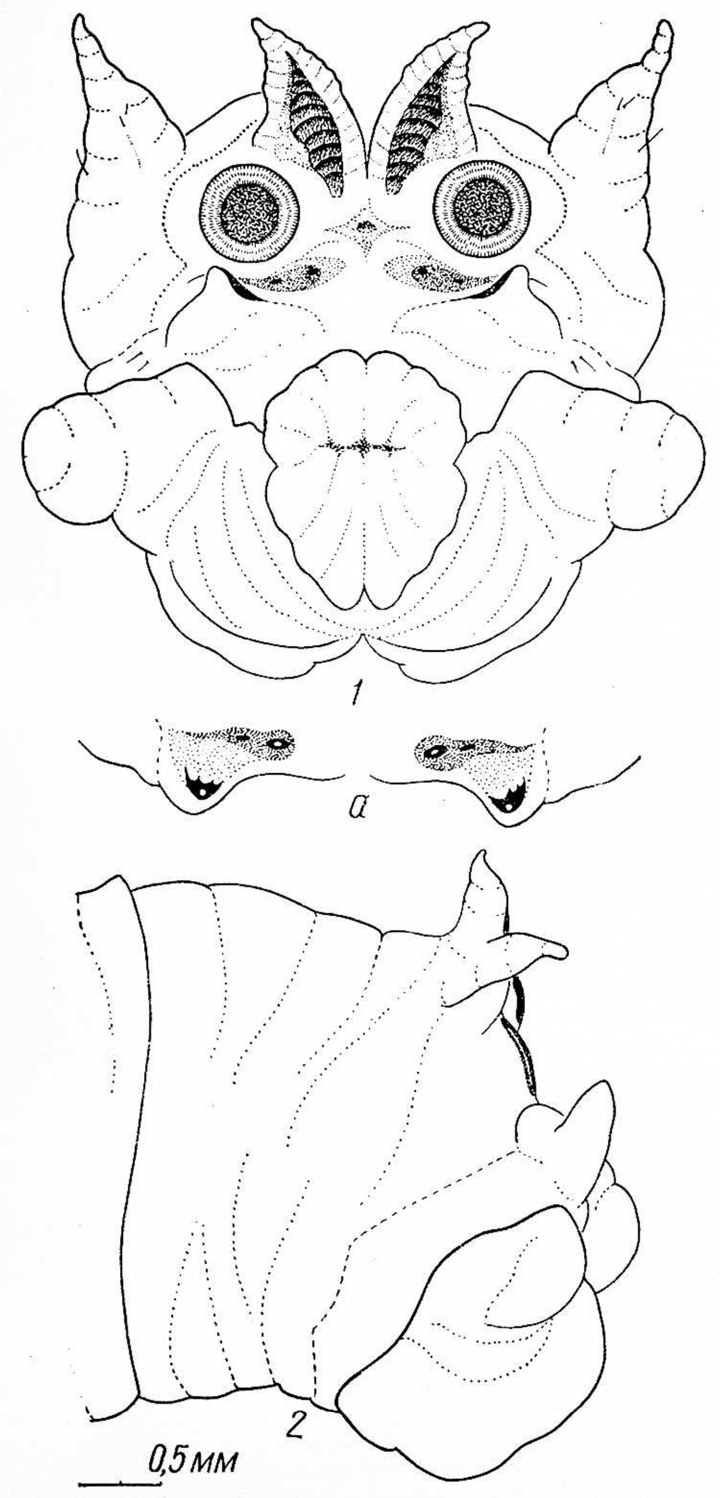


Рис. 1. Анальный сегмент личинки *Tipula (Vestiplex) leucoprocta* Mik:

1 — вид сзади; *2* — вид сбоку; *a* — брюшные выросты стигмального поля сверху.

льев достигают основания III, а чехлики ног — середины длины IV сегмента брюшка; наружная пара чехликов ног не длиннее остальных, с прямыми концами. Шипы в поперечных рядах у заднего края тергитов брюшка мелкие, у заднего края стернитов — очень массивные. Формула тергальных шипов * неустойчивая — 6-8-8(7)-4 или 4-6-6-6, формула стернальных шипов стабильная — 4-4-4-2. Анальный тергит (рис. 2, *1*) без дорсомедиальных шипов; дорсокаудальные и дорсолатеральные шипы почти вертикальные, первые значительно крупнее вторых; вершины дорсолатеральных шипов часто раздвоены. Плевральные шипы расположены на одном уровне с дорсолатеральными, но значительно фронтальнее вентральных шипов, которые почти соприкасаются основаниями. Анальные шипы явственные. Вершина анального сегмента закруглена. Гонотеки дистально слегка обособлены от дорсокаудальных шипов. Длина пустого экзувия 24—25 *мм*.

Куколка самки в основном сходна с таковой самца (рис. 2, *2*), но значительно крупнее. Чехлики ног немного не достигают основания IV сегмента брюшка, наружная пара их несколько длиннее остальных, со слегка загнутыми внутрь концами. Формула тергальных шипов более или менее стабильная — 6-8-8(7)-8. Очень массивные чехлики церок направлены косо вверх и слегка изогнуты; вершины их тупо заострены. Чехлики вальв очень массивные, тупоконические, с дивергирующими вершинами. Длина пустого экзувия около 29—30 *мм*.

По таблице Бриндла (Brindle, 1960), куколки *T. leucoprocta* занимают промежуточное положение между куколками *T. scripta* и *T. excisa,* отличаясь от первых наличием вертикальных дорсальных шипов у самок и от вторых — наличием крупных анальных шипов у самцов.

От куколок *T. kashkarovi* и *T. virgatula montivaga* куколки *T. leucoprocta* наглядно отличаются более крупными размерами тела и, кроме того, самцы — сближенными вертикальными шипами анального сегмента, а самки — дивергирующими чехликами вальв яйцеклада.

Экология. В районе наблюдений личинки *T. leucoprocta* обнаружены в пределах лесо-лугово-степного, субальпийского и нижней части альпийского поясов на высотах от 2200 до 3200 *м* над ур. м. Обычными их биотопами являются тут моховые участки тенетравно-моховых ельников из тянь-шаньской ели (*Picea Schrenkiana* F. et M.), а также разнотравно-луговые группировки лесо-лугово-степного и субальпийского поясов и куртинки стланика из арчи (*Juniperus turkestanica* Kom.).

Вегетационный период в зоне обитания личинок *T. leucoprocta* длится шесть месяцев и характеризуется следующим термическим режимом: средняя температура воздуха 8—12°, на поверхности почвы — 12—16° и в ее верхнем горизонте до глубины 15 *см* — 10—12° С. Средняя влажность почвы в течение вегетационного периода колеблется в пределах 35—50%. Максимальной она бывает в тенетравно-моховых ельниках и арчевниках, минимальной — в лугово-степных биотопах. Поскольку в первых личинки *T. leucoprocta* всегда значительно многочисленнее, чем во вторых, их следует, очевидно, считать лишь умеренно ксерофильными с тенденцией к мезофилии. По ксерофильности они несомненно уступают личинкам как *T. kashkarovi,* так и особенно *T. virgatula montivaga.*

Все почвы, в которых обитают личинки *T. leucoprocta,* характеризуются слабо кислой или близкой к нейтральной реакцией (pH=5,5—6,5), довольно высоким (7—18%) содержанием гумуса в верхнем горизонте и высокой насыщенностью основаниями (сумма поглощенных оснований 81,6 *мг/экв*), а также отсутствием выщелачивания CaO и оподзоливания.

* В понимании Теовальда (Theowald, 1957).

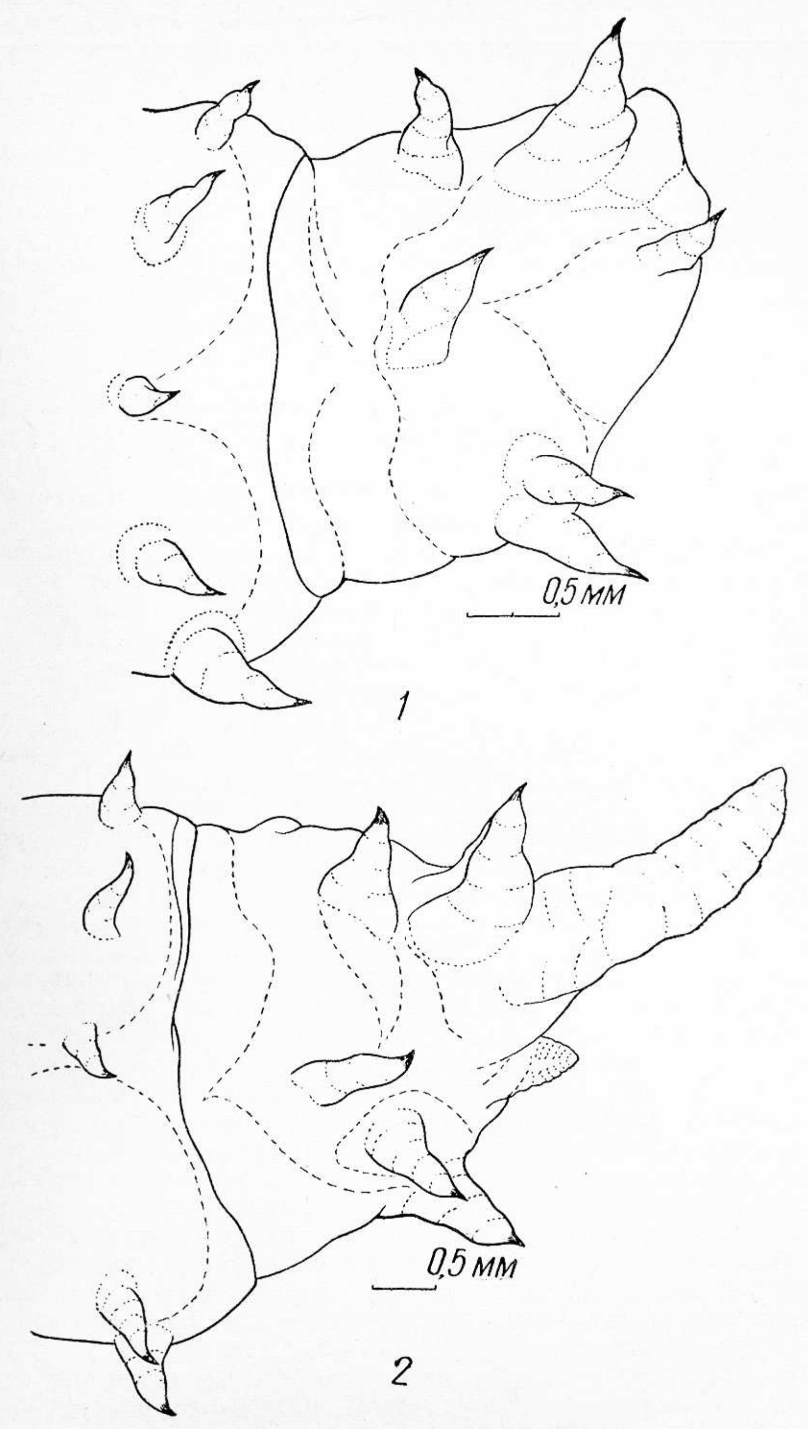


Рис. 2. Анальный сегмент куколки *Tipula (Vestiplex) leucoprocta* Mik:

1 — самец; *2* — самка.

Основная масса личинок локализуется в почве близ ее поверхности до глубины 5—10 *см*. Кроме почвы, личинки *T. leucoprocta* очень часто встречаются также под слоем моховой дернины из *Rhythidiadelphus triguetrus* Warnst и *Hylocomium splendens* Br. на сырой поверхности крупных камней, обильно обросшей гифами каких-то грибов. Реакция среды тут тоже слабо кислая.

Даже в предпочитаемых биотопах абсолютная численность личинок *T. leucoprocta* никогда не бывает большой и обычно в среднем выражается десятыми или даже сотыми на 1 $м^2$. Лишь очень редко в самых оптимальных условиях (моховые участки) она достигает в отдельных пробах 1—4 особи на 1 $м^2$.

Вес живой взрослой личинки *T. leucoprocta* 450—550 *мг*. Поэтому максимальная зоомасса их составляет всего 500—2000 *мг*, средняя же не превышает десятков *мг* на 1 $м^2$.

Продолжительность развития личинок *T. leucoprocta* еще не выяснена. Весьма возможно, что часть из них развивается больше года. На это, в частности, указывает то, что отдельные взрослые личинки *T. leucoprocta*, будучи собраны весной, летом того же года не окукливаются и остаются вторично зимовать. Кроме того, во второй половине лета в почве можно находить наряду с молодыми и старшевозрастных личинок *T. leucoprocta*, которых при строго моновольтинном цикле развития этого вида после окончания лёта не должно было бы быть.

Tipula (*Vestiplex*) *kashkarovi* Stackelberg

Личинка (взрослая). Покровы тела белые; а переднегруди, у переднего края среднегруди и на тергите анального сегмента микротрихии имеют вид довольно длинных и густых волосков, а на остальной поверхности туловища они модифицированы в небольшие ктенидиеподобные кожные выросты. Макрохеты сравнительно короткие. Циркумстигмальные выросты крупные, удлиненно-конические; боковые почти прямые, явственно длиннее своей ширины при основании; спинные—почти одинаковой длины и ширины при основании, с загнутыми вперед и мезально вершинами (рис. 3, *1*). Задняя поверхность боковых выростов перепончатая, без всяких следов темных склеритов; спинные выросты в проксимальной части с крупными, буроватыми, неправильнотреугольными склеритами, нижние внутренние углы которых вытянуты вниз и внутрь в очень длинные и узкие стебельки, заходящие далеко на стигмальное поле в просветы между дыхальцами. Иногда эти склериты лишь слабо пигментированы и сильно редуцированы. Брюшные выросты стигмального поля широкотреугольные с перепончатой спинной поверхностью; внутренний край последней с темной каймой, которая дистально расширяется, основание — с двумя темными склеритами: наружным в виде небольшой точки и более крупным внутренним, несколько напоминающим контур улитки (рис. 3, *а*).

Стигмальное поле заходит на проксимальные половины спинных выростов, в средней части оно с темной, поперечной, четырехветвистой скобочкой, несколько напоминающей ярмо. Косо поставленные дыхальца овальные, расстояние между ними немного больше максимального поперечника одного из них.

Подталкиватель такого же типа, как у *T. leucoprocta*, но околоанальные выросты у́же. Длина тела зафиксированной в спирте личинки до 21—22 *мм*. Размеры средневозрастных личинок меньше, а темные склериты на спинных выростах стигмального поля у них обычно сильно редуцированы и нередко лишь едва намечены.

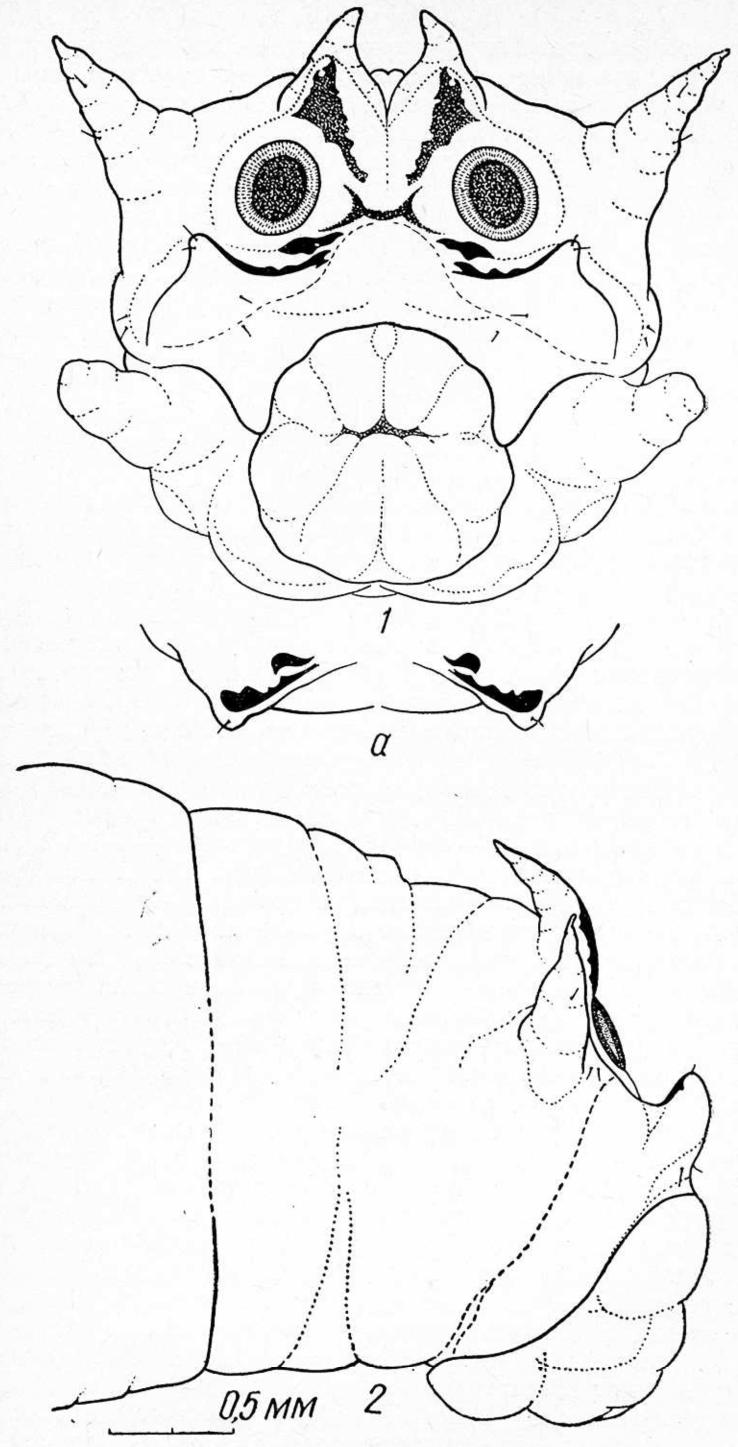


Рис. 3. Анальный сегмент личинки *Tipula (Vestiplex) kashkarovi* Stack.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

Характером склеротизации циркумстигмальных выростов личинка *T. kashkarovi* напоминает не столько личинок других видов подрода *Vestiplex*, сколько таковых из более мезофильного подрода *Pterelachisus* Rond., в частности личинок *T. (P.) irrorata* Mcq. и *T. (P.) pseudovariipennis* Cz. От последних она, однако, легко отличается характерным изломом темной линии между стигмальным полем и подталкивателем, а также обособленной анальной площадкой.

Отсутствие темных склеритов на боковых выростах стигмального поля сближает личинку *T. kashkarovi* с личинкой *T. leucoprocta*. Однако темные склериты в центре стигмального поля у личинок этих двух видов долгоножек различной формы; неодинаково склеротизована также спинная поверхность брюшных выростов, кроме того, у первого вида личинки значительно меньше, чем у второго.

Можно предположить, что на личинок *T. kashkarovi* должны быть очень похожи личинки близко родственного ему восточно-арктического *T. wrangeliana* Stack.

Куколка самца грязно желтовато-коричневатая с более бурыми сочленениями сегментов брюшка. Среднеспинка грубо поперечноморщинистая, с тремя парами явственных бугорков. Среднегрудные дыхательные трубочки короче $^1/_2$ поперечника среднегруди, расположены почти перпендикулярно продольной оси тела, разделены вдоль середины продольной бороздкой, на вершине едва утолщены, прямо усечены и явственно раздвоены. Короткие чехлики усиков едва выступают за основания чехликов крыльев; последние развиты нормально и, как обычно, достигают вершины II сегмента брюшка. Чехлики ног достигают середины длины IV сегмента брюшка, вершины их слегка загнуты внутрь. Шипы в поперечных рядах у заднего края сегментов брюшка на тергитах небольшие, на стернитах крупные, массивные; формула тергальных шипов — 4-6-8-6, стернальных — 4-4-4-2. Анальный сегмент с широко притупленной, слегка волнистой вершиной (рис. 4, *1*); тергит лишь с двумя парами шипов, которые направлены косо назад; дорсокаудальные шипы почти вдвое крупнее дорсолатеральных; дорсомедиальные полностью редуцированы. Плевральные шипы крупные, расположены на одном уровне с тоже крупными вентролатеральными шипами, которые размещены несколько фронтальнее вентромедиальных шипов. Анальные шипы хорошо выражены. Крупные гонотеки нерезко обособлены от остальной части анального сегмента. Длина тела (растянутого пустого экзувия) около 17 *мм.*

Куколка самки несколько светлее куколки самца. Внутренняя пара чехликов ног далеко, две другие немного не достигают середины длины II сегмента брюшка. Анальный сегмент (рис. 4, *2*) тоже без дорсомедиальных шипов или лишь с микроскопическими бугорками на их месте; дорсокаудальные и латеральные шипы более или менее одинакового размера и направлены скорее вверх, чем назад. Очень массивные чехлики церок лежат в одной плоскости со спинкой анального сегмента; их тупо заостренные вершины круто загнуты вверх. Чехлики вальв имеют вид маленьких, туповершинных выступов, которые резко загнуты вниз. Длина тела (пустого экзувия) около 16,5 *мм.*

По таблице Бриндла (Brindle, 1960), куколка самца *T. kashkarovi* ближе всего к куколке трансбореального *T. scripta,* у которого тоже есть анальные шипы, но одновременно имеются и дорсомедиальные шипы, редуцированные у *T. kashkarovi.* Куколка самки последнего отличается от всех описанных куколок других видов подрода *Vestiplex* тупой вершиной стернальной части анального сегмента и загнутыми вниз рудиментами чехликов вальв.

Экология. В отличие от личинок *T. leucoprocta* и *T. virgatula montivaga* личинки *T. kashkarovi* обнаружены не только в пределах лесо-лугово-степного, субальпийского и альпийского поясов, но также и в нижней части субнивального пояса. В бассейне р. Чон-Кызыл-Су

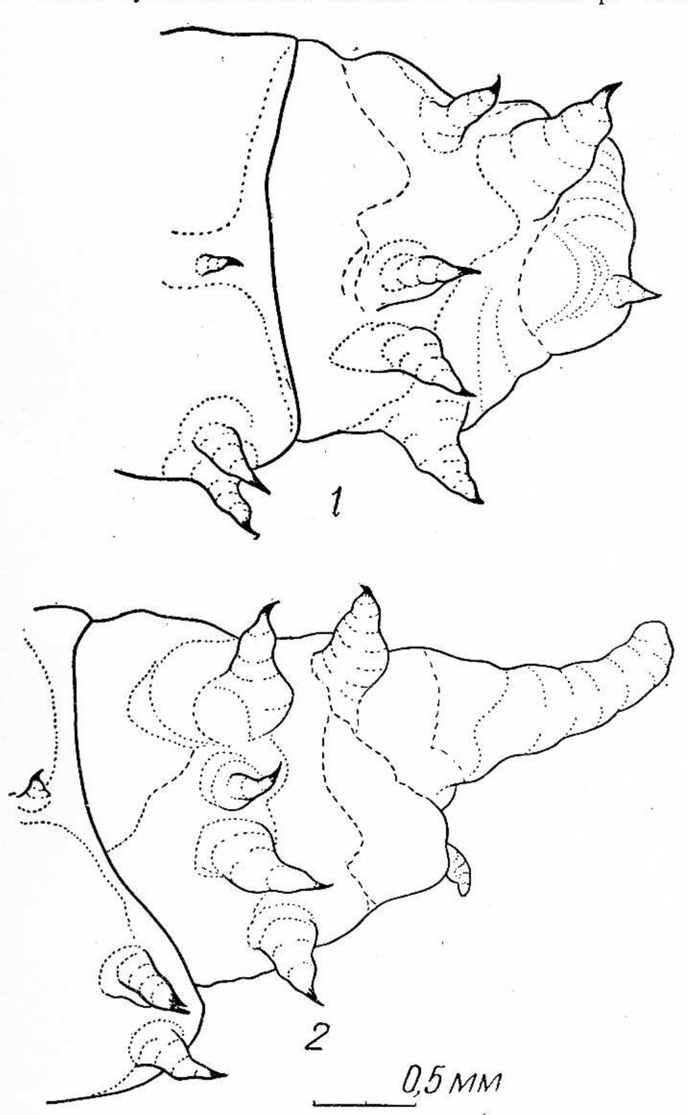


Рис. 4. Анальный сегмент куколки *Tipula (Vestiplex) kashkarovi* Stack. сбоку.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

зона их обитания лежит в пределах высот 2200—3600 *м*, а южнее гребня Терскей Ала-Тоо на сыртах Тянь-Шаня достигает высот около 3900 *м* над ур. м., где личинки *T. leucoprocta* и *T. virgatula montivaga* до сих пор не найдены.

Если во всех горных поясах, включая альпийский, развитие личинок *T. kashkarovi* проходит, примерно, в тех же условиях, что и у *T. leucoprocta*, то выше, в крайнем высокогорье, эти условия становятся значительно суровее. Продолжительность вегетационного периода

сокращается тут до трех месяцев, среднесуточные температуры воздуха самых теплых месяцев года (июль—август) не превышают 5—6°, а зимой падают до —20° при абсолютном минимуме около —40° С, причем почва промерзает в это время на всю глубину до верхнего уровня вечной мерзлоты.

Следовательно, у верхней границы вертикального распространения вида личинки *T. kashkarovi* развиваются в экстремальных условиях, близких к таковым в арктических тундрах Евразии. Разница между ними лишь в неодинаковой интенсивности солнечной радиации на высокогорье, с одной стороны, и в Арктике — с другой, что, однако, едва ли может оказывать существенное влияние на развитие почвообитающих организмов, к числу которых принадлежит в личиночной фазе *T. kashkarovi*.

Из различных биотопов наиболее плотно бывают заселены личинками *T. kashkarovi* разнотравные луга с преобладанием манжетки (*Alchimilla sibirica* Zamelis) и грани (*Geranium saxatile* Kar. et Kir.), а также разнотравнокобрезиевые луга с растительным покровом из *Cobresia capilliformis* N. Ivanov, *Allium semenovi* Rgl., *Phlomis oreophila* Kar. et Kir., некоторых осок, манжетки и герани. На сырых местах личинки *T. kashkarovi* скапливаются под подушками *Dryadanthe tetrandra* Juz., а на более сухих участках они приурочены к влажным понижениям микрорельефа с осокой *Carex melanantha* C. M. A. Большинство перечисленных мест обитания личинок *T. kashkarovi* характеризуется наличием довольно плотной дернины, которая, мульчируя верхний слой почвы, тем самым способствует удержанию в нем влаги.

Обычно личинки *T. kashkarovi* встречаются в луговых почвах всех типов за исключением более сухих лугово-степных. В местах их скопления почвы имеют нейтральную реакцию, значительное содержание гумуса (8—15%) в верхнем горизонте и среднюю влажность около 25—40%.

Потребность личинок *T. kashkarovi* в почвенной влаге, по-видимому, лишь немного меньше, чем, например, у личинок *T. leucoprocta*, но значительно больше, чем у таковых *T. virgatula montivaga*. Следовательно, по ксерофильности они занимают среднее положение между личинками этих двух видов долгоножек, приближаясь в этом отношении, однако, больше к первым, чем ко вторым.

Как правило, личинки *T. kashkarovi* заселяют почву на глубину не более 5 *см*, чаще же всего они концентрируются у самой ее поверхности на глубине 1—2 *см*. Нередко наблюдается скопление их у помета крупного рогатого скота и лошадей, который привлекает их, по-видимому, как богатый органическим веществом дополнительный источник питания, а, возможно, также как микробиотоп, отличающийся от окружающей среды несколько более высокими влажнстью и температурой. В этом случае они ведут себя сходно с личинками высокоширотного *T. (Pterelachisus) carinifrons* Holm., которому тоже свойственна факультативная копрофагия (Чернов и Савченко, 1965).

В предпочитаемых биотопах, каковыми являются разнотравные луга в верхней части лесо-лугово-степного пояса и в субальпийском поясе, численность личинок *T. kashkarovi* в период перед их окукливанием обычно достигает в среднем 50—60 особей на 1 *м*². Несколько меньше она как в разнотравных ельниках и на лугах с грунтовым увлажнением, так и на альпийских лугах, в тундровидных дриадантовых ассоциациях сыртовых высокогорий, а также в сухих и холодных высокогорных степях и пустынях. Однако даже на альпийских лугах у

ледника Кара-Батрах (3200—3300 *м* над ур. м.) и еще выше в дриадантовых ассоциациях сыртов Арабельды (3700 *м* над ур. м.) личинки *T. kashkarovi* встречаются еще в количестве в среднем до 10 особей на 1 $м^2$. По численности они таким образом занимают первое место среди региональных видов подрода *Vestiplex*, превосходя в этом отношении как *T. virgatula montivaga*, так и особенно *T. leucoprocta*.

Вес живых взрослых личинок *T. kashkarovi* значительно меньше, чем у названных выше видов,— всего около 50, редко до 100 *мг*. Несмотря на это, в связи с большой численностью, общая зоомасса их может достигать в среднем 2800—3000 *мг* на 1 $м^2$. В первую половину лета на разнотравных лугах верхней части лесо-лугово-степного пояса личинки *T. kashkarovi* занимают, например, первое место по зоомассе среди всех других групп обитателей почвы. В это время тут на их долю приходится около $^1/_4$ всей почвенной зоомассы.

Численность личинок *T. kashkarovi* резко снижается в первой половине июня, когда начинается их массовое окукливание. В июле они встречаются лишь единично. Но уже к сентябрю за счет отрождения нового поколения личинки *T. kashkarovi* вновь становятся доминирующими среди почвенного населения, причем численность их в этот период нередко достигает 170 особей, а общая зоомасса — в среднем 3200 *мг* на 1 $м^2$.

Развитие личинок *T. kashkarovi* в различных горных поясах идет, по-видимому, разными темпами. В частности, на больших высотах, где продолжительность вегетационного периода всего три месяца, оно едва ли может заканчиваться в течение одного года. Более вероятно, что тут личинки *T. kashkarovi* развиваются не менее двух сезонов, дважды зимуя.

Tipula (*Vestiplex*) *virgatula montivaga* Savtshenko

Личинка (взрослая). Покровы белые, но кажутся рыжевато-буроватыми от покрывающих их микротрихий; на передне- и среднегруди последние в виде довольно длинных и густых волосков, на остальной поверхности тела — в виде короткотреугольных ктенидиевидных кожных выростов, которые на анальном тергите модифицированы в короткие жесткие щетинки. Макрохеты средней длины. Анальный сегмент (рис. 5, *1*) с хорошо развитыми спинными и боковыми выростами стигмального поля. Боковые выросты удлиненно-конические, почти прямые, явственно длиннее своей ширины при основании, с перепончатой задней поверхностью, на которой нет никаких следов пигментированных склеритов. Спинные выросты более узкие и широкие, не длиннее своей ширины при основании, с широко закругленными вершинами, вооруженными каждая загнутым вперед массивным бурым шипом; при основании спинных выростов имеется по очень крупному косо поставленному темному склериту, который расширяется латерально и суживается мезально; у верхнего края эти склериты со светлыми порами; иногда между склеритами и вершинными шипами бывают заметны чуть более темные пигментированные дорожки, как бы указывающие на тенденцию к их слиянию. Едва обособленные брюшные выросты имеют вид очень широких, но плоских, почти горизонтальных выпячиваний (рис. 5, *2*); спинная поверхность каждого из них с парой темных склеритов неправильной формы, расположенных — один базально, а второй — дистально; на обоих склеритах по округлой светлой щетинконосной поре (рис. 5, *а*). Стигмальное поле заходит на спинные выросты, в средней части оно без явственной склеротизации. Дыхальца крупные,

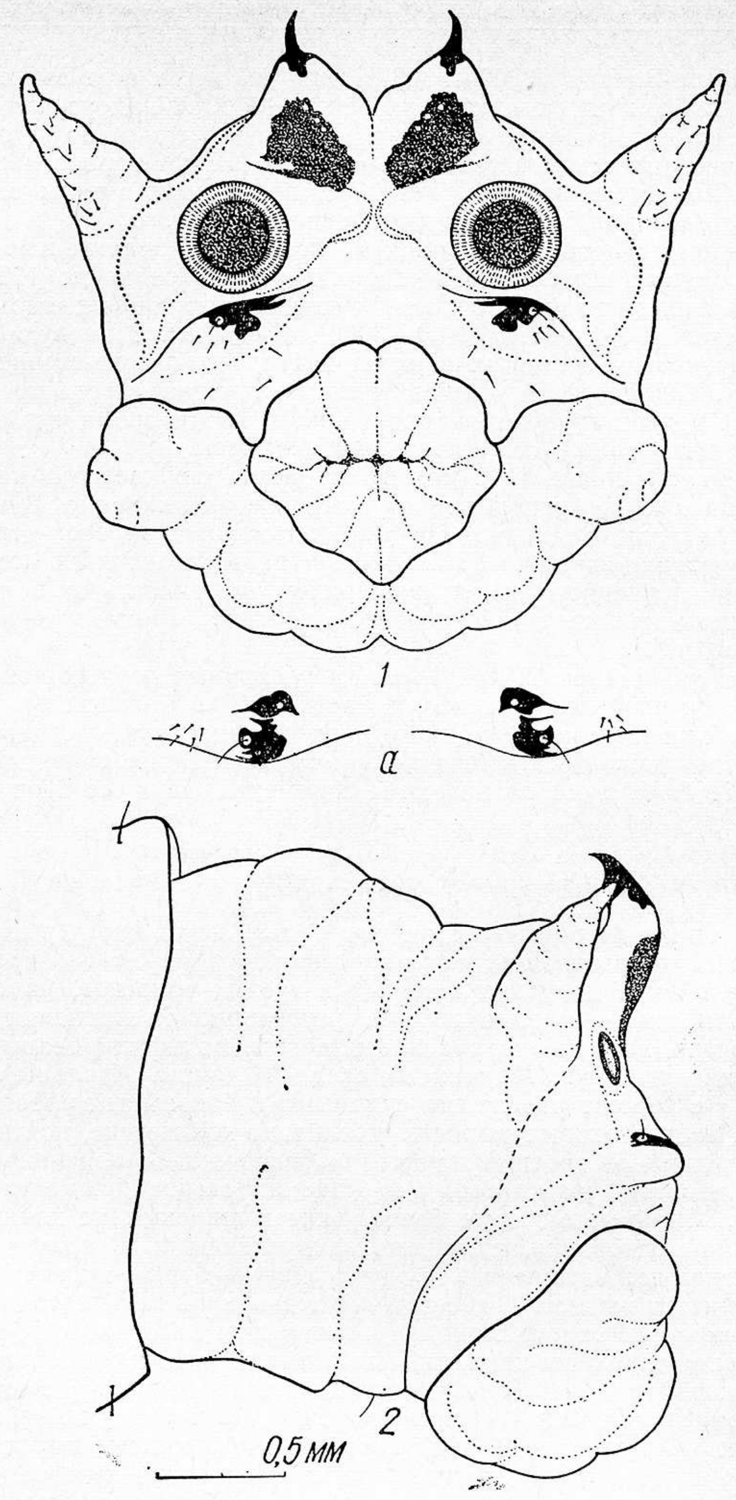


Рис. 5. Анальный сегмент личинки *Tipula (Vestiplex) virgatula montivaga* Sav.
Обозначения те же, что и на рис. 1.

округлые, расстояние между ними примерно на треть превосходит поперечник одного дыхальца.

Подталкиватель крупный, поперечный, с широкими, но слабо склеротизованными туповершинными околоанальными выростами; темная линия, которая отделяет его от стигмального поля, на границе между околоанальными выростами и анальной площадкой с явственным изломом. Хорошо выраженная анальная площадка неправильноромбическая с короткой поперечной анальной щелью. Длина тела зафиксированной в спирте личинки до 27—29 *мм.*

Отсутствие темных склеритов на задней поверхности боковых выростов стигмального поля сближает личинку *T. virgatula montivaga* с личинками *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi*, одновременно отличая ее от большинства известных личинок европейских видов подрода *Vestiplex.* Крючковидными склеротизованными вершинами спинных выростов стигмального поля личинка *T. virgatula montivaga* похожа на личинку трансбореального *T. scripta,* у которой, однако, задняя поверхность этих выростов склеротизована не частично, как у *T. virgatula montivaga,* а сплошь.

Можно с большой долей вероятности предполагать, что однотипными с личинками *T. virgatula montivaga* должны быть личинки близко родственных ему монгольского *T. aestiva* Sav., монголосибирского *T. virgatula virgatula* Ried. и южно-сибирского *T. longitudinalis* Niels., малоазиатского *T. kosswigi* Mnnhs. и средиземноморского *T. fragilicornis* Ried.

Куколка самки грязно коричневато-желтая с более темными поясками у заднего края сегментов брюшка. Среднегрудные дыхательные трубочки как у *T. kashkarovi.* Среднеспинка с тремя парами очень крупных, почти зубцевидных бугорков. Крыловые чехлики достигают основания III, а наружные чехлики ног — основания IV сегмента брюшка; средняя пара чехликов ног немного короче. Шипики в поперечных рядах у заднего края тергитов брюшка очень маленькие, неявственные, на стернитах — крупные; формула стернальных шипов — 4-4-4-4, размеры их постепенно уменьшаются в направлении от вершины к основанию брюшка. Анальный тергит (рис. 6) без дорсомедиальных шипов, дорсолатеральные и дорсокаудальные шипы массивные, почти вертикальные, более или менее одинакового размера; плевральные шипы расположены примерно на одном уровне с дорсолатеральными и массивными вентральными шипами. Очень толстые и практически прямые чехлики церок яйцеклада направлены косо вверх и лежат при основании в одной плоскости с анальным тергитом; вершины их тупо заострены. Между основаниями чехликов церок и вальв явственный просвет. Чехлики вальв массивные, но очень короткие, короче своей ширины при основании; тупые вершины их едва выступают за основания чехликов церок. Длина пустого экзувия до 24—25 *мм.*

Куколка самца в основном сходна с таковой самки, но чехлики ног длиннее и достигают середины длины IV сегмента брюшка. Формула стернальных шипов 4-4-4-2. Анальный сегмент (у исследованных куколок сильно деформированный) с явственными анальными шипами, но, как и у самок, без дорсомедиальных шипов. Длина пустого экзувия около 20—22 *мм.*

Очень короткими чехликами вальв яйцеклада куколка самки *T. virgatula montivaga,* с одной стороны, хорошо отличается от куколок самок *T. nubeculosa* и *T. rubripes*, у которых чехлики вальв удлиненные (не короче своей ширины при основании), а с другой — напоминает таковых *T. scripta* и *T. excisa.* По таблице Бриндла (Brindle,

1960), куколка самки *T. virgatula montivaga* очень близка к таковой *T. excisa* и, судя по рисунку этого автора, ничем наглядно не отличается от нее. Однако, зная географическое происхождение материала, куколок самок *T. virgatula montivaga* и *T. excisa* можно дифференцировать, так как ареалы обоих названных видов, по-видимому, нигде не совпадают (Савченко, 1964).

Экология. В бассейне р. Чон-Кызыл-Су личинки *T. virgatula montivaga* встречаются как в горностепном поясе предгорий, так и в

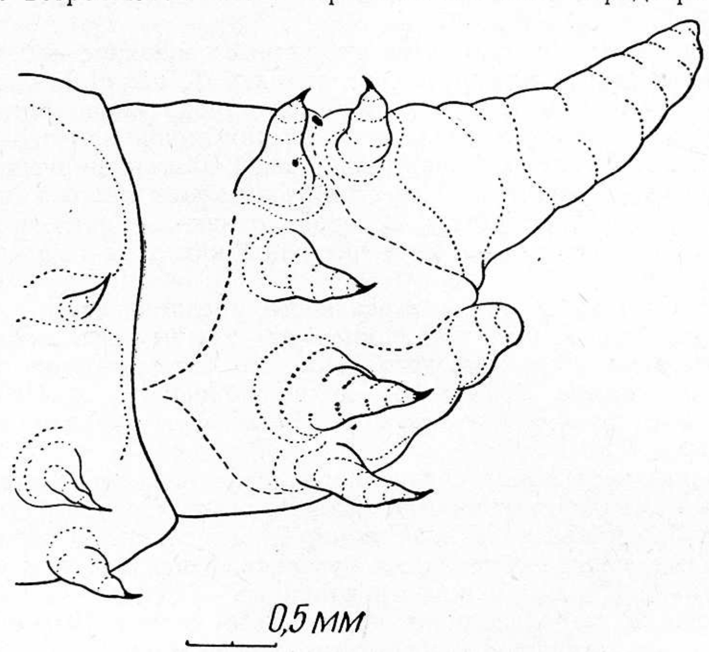


Рис. 6. Анальный сегмент куколки самки *Tipula (Vestiplex) virgatula montivaga* Sav., вид сбоку.

горных лесо-лугово-степном, субальпийском и альпийском поясах на высотах 1700—3300 *м* над ур. м. Наиболее обычны они на сухих лугах и в луговой степи, но единично встречаются также в моховых ельниках, с одной стороны, и в горностепных караганниках — с другой.

В численном распределении личинок *T. virgatula montivaga* по биотопам четко проявляется правило смены стаций: в горностепном поясе основная масса их обычно локализуется на более влажных теневых склонах, а в субальпийском и альпийском поясах, наоборот, на более сухих и лучше освещенных склонах южной и западной экспозиции.

Наиболее заселенные личинками *T. virgatula montivaga* почвы луговых степей, лесо-лугово-степного пояса и субальпийских лугостепей характеризуются близкой к нейтральной или щелочной (pH=6,5—8,5) реакцией, средним (5—10%) содержанием гумуса в верхнем горизонте и низкой влажностью, которая не превышает в течение вегетационного периода в среднем 10—20%. Растительный покров их состоит в основном из *Iris brevituba* Vved., *Brachypodium pinnatum* P. B., *Ziziphora tomentosa* Juz., *Festuca sulcata* Hack. и *Artemisia dracunculus* L.

Судя по их стациальному распределению, личинки *T. virgatula montivaga* являются типичными ксерофилами, превосходящими в этом отношении личинок *T. kashkarovi* и, конечно, личинок *T. leucoprocta*.

В отличие от двух последних видов личинки *T. virgatula montivaga*, хотя и заселяют преимущественно верхний горизонт почвы, нередко

встречаются также и глубже (до 15—20 *см*), что, по-видимому, связано с сильным пересыханием летом верхнего горизонта почвы в местах их обитания.

Численность личинок *T. virgatula montivaga* в районе наблюдений в среднем колеблется в пределах 1—10 на 1 $м^2$. Таким образом, они, с одной стороны, значительно многочисленнее, чем личинки *T. leucoprocta,* а с другой — намного уступают по численности личинкам *T. kashkarovi.* Вес взрослой живой личинки *T. virgatula montivaga* около 200 *мг,* соответственно зоомасса их составляет в среднем обычно около 200—600 *мг* на 1 $м^2$.

По совокупности признаков, в частности по уровню специализации анального сегмента, личинок региональных видов подрода *Vestiplex* можно подразделить на две четко выраженные естественные группы, из которых более примитивная, первая, включает *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi,* а более специализованная, вторая,— *T. virgatula montivaga.* Личинки первой группы характеризуются перепончатыми вершинами спинных выростов стигмального поля, хорошо развитыми, тупо заостренными на вершине брюшными выростами, которые направлены косо вверх и назад, а также крупными, явственно обособленными от подталкивателя околоанальными выростами. Личинкам второй группы свойственны модификация вершин спинных выростов стигмального поля в склеротизованные шипы, редукция широко закругленных на вершине брюшных выростов, ориентированных почти горизонтально назад, и менее явственная дифференциация околоанальных выростов.

Приведенная группировка личинок, очевидно, объективно отражает степень родства региональных видов подрода *Vestiplex,* которое значительно больше между *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi,* чем между ними и *T. virgatula montivaga.* Следовательно, на личинках подтверждается целесообразность выделения первых двух видов в одну, а третьего вида в другую, таксономически достаточно резко обособленную группу, ранее базировавшееся лишь на признаках имаго данных видов (Савченко, 1964). Это свидетельствует о полном параллелизме в развитии личиночных и имагинальных признаков в подроде *Vestiplex.*

Отсутствие у личинок *T. leucoprocta, T. kashkarovi* и *T. virgatula montivaga* темных склеритов на задней поверхности боковых выростов стигмального поля свидетельствует о том, что региональные виды подрода *Vestiplex* представляют особую генетическую ветвь развития последнего, эволюция которой шла, очевидно, независимо от эволюции бореальных видов подрода, личинки которых, как правило, имеют такие склериты, достигающие иногда значительных размеров. В этом отношении региональные виды подрода *Vestiplex* генетически ближе циркумарктическому *T. arctica,* чем бореальным *T. scripta, T. nubeculosa, T. rubripes* и арктомонтанному *T. excisa.*

Наиболее стабильными признаками, общими для личинок как региональных, так и бореальных видов подрода *Vestiplex,* являются: резкие изломы пигментированной линии, отделяющей подталкиватель от стигмального поля, и обособление анальной площадки от подталкивателя. Эти признаки, хорошо отличающие подрод *Vestiplex* от других подродов рода *Tipula,* по-видимому, специфичны лишь для него и в дальнейшем будут, очевидно, обнаружены или у всех или по меньшей мере у большинства его видов.

На примере региональных видов подрода *Vestiplex* хорошо прослеживается адаптивная изменчивость отдельных личиночных признаков в связи с особенностями среды обитания и экологическим типом личинок. Как показали полевые наблюдения, в ряду *T. leucoprocta* —

T. kashkarovi — T. virgatula montivaga от первого вида к третьему идет нарастание ксерофильности, причем последний вид по этому признаку значительно резче отличается от двух первых, чем они друг от друга. Соответственно у личинок менее ксерофильных *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi,* как это обычно бывает в семействе долгоножек (Савченко, 1954, 1966), спинные выросты стигмального поля склеротизованы слабее, а брюшные и околоанальные, напротив, развиты лучше, чем у более ксерофильного *T. virgatula montivaga.* В личиночной фазе этот вид обнаруживает уже явственную тенденцию к модификации спинных выростов стигмального поля в склеротизованные шиповидные образования, достигающие максимального развития, например, у личинок ряда наиболее ксерофильных видов долгоножек рода *Tipula* из подродов *Lunatipula* Edw. и *Odonatisca* Sav. (Hemmingsen, 1958, 1959). Таким образом, развитие ксероморфных адаптаций у личинок региональных видов подрода *Vestiplex* идет параллельно и в том же направлении, что и в других систематических группах семейства, подчиняясь общему закону гомологических рядов (Вавилов, 1933).

В таком гомологическом ряду личинку *T. virgatula montivaga* можно с полным правом рассматривать как переходную форму от личинок типа *T. scripta* и *T. excisa* с начинающейся склеротизацией вершин спинных выростов стигмального поля к личинкам типа *T. (Lunatipula) livida* v. d. Wulp, *T. (L.) lesnei* Pierre и *T. (Odonatisca) juncea* Mg., у которых эти выросты уже целиком модифицированы в длинные склеротизованные шипы с крючковидно изогнутыми вершинами.

В фазе куколки видовая специфика, родственные отношения и ксерофильные адаптации проявляются у *T. leucoprocta, T. kashkarovi* и *T. virgatula montivaga* значительно слабее, чем у их личинок, что обусловлено, по-видимому, кратковременностью периода развития куколки, а в связи с этим и меньшей ее зависимостью по сравнению с личинкой от формирующего воздействия условий среды. По куколочным признакам пока не представляется возможным сгруппировать региональные виды подрода *Vestiplex* в естественные генетические комплексы, как это было сделано выше с личинками.

Интересно, что крайняя степень приспособления к аридным условиям существования, соответственно находящая у самок *T. kashkarovi* и *T. virgatula montivaga* выражение в значительной и сильной редукции крыльев, вовсе не распространяется на их куколок. Куколки обоих видов имеют хорошо развитые крыловые чехлики, которые у них не короче, чем, например, у куколок нормально окрыленных самок *T. leucoprocta.* Это, очевидно, свидетельствует о геологически сравнительно недавнем происхождении брахиптерии у *T. kashkarovi* и *T. virgatula montivaga,* так как, по Имсу (*Imms,* 1957), более древняя брахиптерия обычно сопровождается у насекомых не только недоразвитием крыльев в имагинальной фазе, но и дегенерацией крыловых чехликов у куколок.

Судя по предварительным наблюдениям, на Тянь-Шане у *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi* намечается тенденция к внутривидовой дифференциации на экологические расы, отличающиеся друг от друга по циклам развития. Причиной такой дифференциации является, без сомнения, резкая смена условий и в первую очередь гигротермического режима существования названных видов подрода *Vestiplex* в различных горных поясах. В среднем поясе гор личинки их, по-видимому, успевают закончить развитие в течение одного года; с повышением абсолютного уровня мест их обитания в популяциях личинок *T. leucoprocta* и *T. kashkarovi* увеличивается количество особей, остающихся вторич-

но зимовать и заканчивающих развитие лишь на втором году жизни, а в экстремальных условиях предельного высокогорья личинки *T. kashkarovi,* очевидно, вообще не успевают развиться за один год и все, как правило, дважды зимуют. Следовательно, при этом у обоих видов подрода происходит поясная смена моновольтинного цикла развития сначала факультативно, а далее и облигатно на гемивольтинный цикл развития.

Между прочим в группах долгоножек с моновольтинным развитием существует аналогичная смена циклов развития также в широтном разрезе, и, например, высокоширотный *T. arctica,* по Геммингсену и Енсену (Hemmingsen a. Jensen, 1957), развивается, вероятно, по гемивольтинному типу, тогда как все бореальные виды подрода *Vestiplex* характеризуются облигатной моновольтинностью.

Для практического определения описанных выше личинок и куколок подрода *Vestiplex* могут быть использованы следующие таблицы:

Личинки

1(2). Вершины спинных выростов стигмального поля модифицированы в загнутые вперед темные шипы; брюшные выросты неявственно обособлены, направлены назад и на вершине широко закруглены (рис. 5) . . . . *T. (V.) virgatula montivaga* Sav.

2(1). Вершины спинных выростов стигмального поля перепончатые, светлые; брюшные выросты явственно обособлены, направлены косо назад и вверх и на вершине тупо заострены (рис. 1 и 3).

3(4). Темные склериты на задней поверхности спинных выростов стигмального поля широко поперечные, расширенные латерально и суженные мезально, с гладкой поверхностью; между дыхальцами — темный склерит в форме ярма (рис. 1) . . . . *T. (V.) kashkarovi* Stack.

4(3). Темные склериты на задней поверхности спинных выростов стигмального поля более узкие, удлиненные, слегка изогнутые, с гофрированной поверхностью; между дыхальцами — поперечно-ромбическое вдавление (рис. 3) . . . . *T. (V.) leucoprocta* Mik.

Куколки (самцы)

1(2). Дорсальные шипы анального сегмента почти вертикальные; плевральные шипы расположены фронтальнее вентральных, последние с почти соприкасающимися основаниями (рис. 2, *1*). Длина 24—25 *мм* . . . . *T. (V.) leucoprocta* Mik.

2(1). Дорсальные шипы анального сегмента косые; плевральные шипы почти на одном уровне с вентральными, последние с широко обособленными основаниями (рис. 4, *1*). Длина около 17 *мм* . . . . *T. (V.) kashkarovi Stack.*

Куколки (самки)

1(2). Чехлики церок яйцеклада на вершине явственно загнуты вверх; чехлики вальв свисают вниз (рис. 4, *2*). Длина около 16,5 *мм* . . . . *T. (V.) kashkarovi Stack.*

2(1). Чехлики церок яйцеклада на вершине практически прямые; чехлики вальв направлены назад (рис. 2, *2* и 6). Длина более 20 *мм*.

3(4). Плевральные шипы анального сегмента расположены примерно на одном уровне с вентральными Чехлики вальв яйцеклада расположены почти параллельно и широко закруглены на вершине (рис. 6). Длина 24—25 *мм* . . . *T. (V.) virgatula montivaga* Sav.

4(3). Плевральные шипы анального сегмента расположены значительно фронтальнее вентральных. Чехлики вальв яйцеклада явственно дивергируют и тупо заострены на вершине (рис. 2, *2*). Длина около 29—30 *мм* . . . . *T. (V.) leucoprocta* Mik.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. 1933. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.-Л.

Глазовская М. А. 1953. Почвенный очерк бассейна р. Чон-Кызыл-Су в хребте Терскей Ала-Тау. Тр. Ин-та геогр. АН СССР. Раб. Тянь-Шаньской физико-геогр. ст., в. 2. М.

Кривошеина Н. П. 1964. Семейство Tipulidae — Комары-долгоножки. В кн.: «Определитель обитающих в почве личинок насекомых». М.

Ее же. 1966. Личинка комара-довгонога *Tipula hemiptera* Mnnhs. та її відміни від личинок близьких видів підроду *Vestiplex* Bezzi з роду *Tipula* L. (Diptera, Tipulidae). В сб.: «Комахи Українських Карпат і Закарпаття». К.

Савченко Е. Н. 1954. Об отличительных признаках личинок наиболее обычных видов комаров-долгоножек. Зоол. журн., XXXIII.

Его же. 1964. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae), подсем. Tipulinae: род *Tipula* L. (ч. 2). Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. II, в. 4. М.-Л.

Его же. 1966. Комарі-довгоноги. Фауна України. Т. XIV, в. 1. К.

Соболев Л. Н. 1959. Растительность лесо-лугово-степного пояса в средней части хр. Терскей Ала-Тау. Тр. Ин-та геогр. АН СССР, т. 75, Раб. Тянь-Шаньской физико-геогр. ст., в. 6. М.

Его же. 1962. Растительность высокогорий средней части хребта Терскей Ала-Тау. Там же, т. 81, в. 7.

Чернов Ю. И. и Савченко Е. Н. 1965. Экология и преимагинальные фазы развития арктического *Tipula (Pterelachisus) carinifrons* Holm. (Diptera, Tipulidae). Зоол. журн., XLIV.

Alexander C. 1919. The crane-flies collected by the Canadian Arctic Expedition 1913—1918. Rep. Canad. Arct. Exp., 1913—1918, III. Ins., C. Diptera: 10C.

Его же. 1965. New Subgenera and Species of crane-flies from California (Diptera: Tipulidae). Pacif. Ins., VII.

Его же. 1965a. Family Tipulidae. In: «A Catalogus of the Diptera of America North of Mexico». Agric. Res. Serv. USA Dept. of Agric., Agric. Handbook, No. 276.

Brindle A. 1960. The Larvae and Puppae of British Tipulinae (Diptera: Tipulidae). Trans. Soc. Brit. Entom., XIV.

Hemmingsen A. 1958. Adaption in *Tipula (Lunatipula) lesnei* Pierre to the dry climate of Gran Canaria. Vid. Medd. Dansk naturh. Foren, CXX.

Его же. 1959. A crane-flies larva (*Tipula juncea* Meigen) living in blown sand. Entom. Medd., XXIX.

Hemmingsen A. and Jensen B. 1957. The occurence of *Tipula (Vestiplex) arctica* Curtis in Greenland and its decreasing body length with increasing latitude. Medd. Grønland, CLIX.

Imms A. 1957. A general textbook of entomology. 9th ed. London.

Nielsen J. 1919. A catalogue of the insects of north-east Greenland with descriptions of some larvae (Part II of F. Johansen and J. C. Nielsen: The Insects of the «Danmark» Expedition). Medd. Grønland, XCIII, 2.

Theowald B. 1957. Die Entwicklungsstadien der Tipuliden (*Diptera, Nematocera*), insbesondere der West-palaearktischen Arten. Tijdschr. Entom., C (2).

Поступила 28.I 1967 г.

THE IMMATURE STAGES OF THREE SPECIES OF *VESTIPLEX* BEZZI (DIPTERA, TIPULIDAE) FROM THE HIGHLANDS OF TIEN SHAN

P. P. Vtorov, E. N. Savchenko

(Tien Shan Highlands Physical-Geographical Station, Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The descriptions and ecological characteristics are given of larvae and pupae of *Tipula* (*Vestiplex*) *leucoprocta* Mik, *T.* (*V.*) *kashkarovi* Stack. and *T.* (*V.*) *virgatula montivaga* Sav. according to the materials from Terskei-Ala-Too (the basin of Chon-Kyzyl-Su river). Their larvae are clearly distinguished from those of boreal species of the subgenus by the absence of dark sclerites on the posterior surface of lateral lobes of the spiracular disk. They also differ one from another by the character of sclerotiza-

tion of dorsal lobes and by development degree of ventral and paraanal lobes (Fig. 1, 3 and 5). In the pupae of the group the specific features are less pronounced (Fig. 2, 4 and 6).

In the series *T. leucoprocta* — *T. kashkarovi* — *T. virgatula montivaga* the sclerotization intensity of dorsal lobes of the spriracular disk as well as the progressing reduction of the ventral and paraanal lobes attends the growing xeraphilous ability of the larvae which is also observed in other taxonomic groups of the family.

Thus the development of xeromorphic adaptations in the crane-flies larvae proceeds in a full accordance with the law of homologous series.

In the cycles of *T. leucoprocta* and *T. kashkarovi* development a high-altitude gradient is outlined. Their development, which is monovoltine in the middle zone of the mountains with the increase of the inhabitance absolute level becomes probably hemivoltine, at first facultatively and then obligately (*T. kashkarovi*). It occurs at great altitudes owing to the life-time prolongation from one to two years of the larvae of both types and their repeated hibernation in the larva phase.